龙脑香热带雨林附生苔藓沿宿主垂直梯度的微生境偏好及其指示作用

沈婷[1,2]，宋亮[3*]，郭新磊[2,4]，Richard T. Corlett[1]，吴毅[2,3]，马占霞[2]，陈泉[2,3]

（1. 中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心，勐仑 666303；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室，昆明 650223；4. Department of Ecosystem & Landscape Dynamics，Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics，University of Amsterdam，1098 XH Amsterdam，The Netherlands）

摘要：附生苔藓在维持森林生态系统水分和养分循环中发挥着重要的生态作用。然而，由于访问技术的限制，附生苔藓多样性及其在林冠三维空间中的分布格局却鲜为人知。本研究首次借助林冠塔吊调查了西双版纳国家级自然保护区龙脑香热带雨林样地内 69 棵树 13 个垂直高度上的附生苔藓植物，通过统计不同垂直高度上的苔藓物种及其生活型，并利用典范相关分析法（CCA）和物种指示法对该区域附生苔藓植物沿宿主垂直梯度上的微生境偏好及其指示作用进行了分析。结果表明：该龙脑香热带雨林 69 棵树上共记录到隶属于 25 科 60 属的 90 种附生苔藓，其中细鳞苔科物种数最多，占比达 25.6%。13 个垂直高度上共划分出三种生态类型：喜阳苔藓（>45m 散生巨树的垂直高度上），喜阴苔藓（<15m 的乔木树干上），广布苔藓（通常广泛分布于各个宿主垂直高度上，生态位宽），并筛选出对微生境有特殊偏好的 17 种苔藓指示种（IndVal ≥ 0.7，P ＜ 0.05）。随宿主垂直高度的升高，扇型和交织型的苔藓占比降低，悬垂型苔藓占比先升高后降低，细平铺型和粗平铺型的苔藓占比升高。大气湿度、水汽压、胸径以及树皮粗糙度对附生苔藓生活型的分布偏好具有显著影响。总之，沿宿主垂直高度上的附生苔藓对微环境变化在生活型和形态结构上有着不同的响应方式，而同一种生态型的苔藓群落有相似的适应机制。因此，在森林林冠生境变化的监测和管理中，对微生境具有明显偏好的附生苔藓物种或生活型可作为有效的指示材料。

关键词：林冠，附生植物，垂直分布，生境偏好，指示物种

DOI：10.11931/guihaia.gxzw201805003

收稿日期：2018-05-02

基金项目：云南省应用基础研究计划面上项目（2016FB053；2014FB184）；中国科学院‘一三五’战略规划专项资助（2017XTBG-F03；2017XTBG-F01）和中国科学院“西部之光”人才培养引进计划[Supported by the Yunnan Natural Science Foundation (2016FB053; 2014FB184); the 135 program of CAS (2017XTBG-F03; 2017XTBG-F01); and CAS "Light of West China" Program]

作者简介：沈婷(1991 -)，女，四川成都人，在读硕士研究生，主要研究方向附生苔藓生态学、进化学，生物多样性及其保育，(E-mail) shenting@xtbg.ac.cn。

*通信作者：宋亮，博士，副研究员，从事林冠生态学、生物多样性等领域的研究工作，（E-mail）songliang@xtbg.ac.cn。

Habitat preferences of epiphytic bryophytes along the vertical gradient and their indicator functions in the tropical dipterocarp rain forest

SHEN Ting[1,2], SONG Liang[3*], GUO Xinlei[2,4], Corlett Richard T.[1], WU Yi[2,3], MA Zhanxia[2], CHEN Quan[2,3]

(1. Center for Integrative Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun, Yunnan 666303, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223, China; 4. Department of Ecosystem & Landscape Dynamics, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, 1098 XH Amsterdam, The Netherlands)

Abstract: Epiphytic bryophytes play an important role in maintaining water and nutrient cycles in the forest ecosystem. However, diversity and distribution patterns of epiphytic bryophytes in forest canopies are understudied because of the limitations of canopy access techniques. Epiphytic bryophytes and their life-forms were investigated from 69 trees in 13 vertical segments using a canopy crane in the tropical dipterocarp rain forest in Xishuangbanna National Nature Reserve. Canonical correlation analysis (CCA) and the species indicator method were applied to analyze the microhabitat preferences of the epiphytic bryophytes and to find indicators along the vertical gradient of the hosts. The main results are as follows: 90 species were recorded in the study area, belonging to 60 genera and 25 families. Lejeuneaceae was the most species-rich family, representing 25.6% of all bryophyte species recorded. Three special ecological types were extracted from the 13 vertical segments, including sun-loving bryophytes (> 45 m tree trunks), shade-loving bryophytes (< 15 m tree trunks) and generalist bryophytes (usually distributed in various host heights with a broad niche width). Seventeen bryophyte species (IndVal > 0. 7, P < 0. 05) were selected as indicators for specific vertical segments. With the increase in the height sampled, the proportion of species with fan and weft life-forms decreased, the proportion of pendant life-forms increased first and then decreased, while the proportion of smooth mat and rough mat life-forms increased. The relative humidity, vapor pressure, tree size and bark roughness have significant influences on the distribution preferences of epiphyte life forms. In conclusion, epiphytic bryophytes show different life-form compositions and morphological structures in response to changes in the microenvironment along the vertical gradient of hosts, while bryophytes assembled in the same microhabitat usually have similar adaptation mechanisms. The epiphytic species or life-forms with obvious preferences for specific microhabitats can be used as indicators during the monitoring and management of habitat changes in the forest canopy.

Key words: canopy, epiphytes, vertical distribution, habitat preference, indicator species

热带森林林冠是生物圈物种丰富度最高的生境之一(Stork, 2007)，其独特的环境条件孕育了极其丰富的附生植物，特别是附生苔藓。附生苔藓(Epiphytic bryophytes)是指生长在树木或灌木树皮上的苔藓植物(Smith, 1982)。它们在维持森林生态系统水分和养分循环中发挥着重要的生态作用(Ah-Peng, 2017; Shi, 2017)，并对林冠生物及生境多样性的形成和维持有巨大贡献，因而具有很高的生态保护价值。苔藓植物由于体态微小且没有角质层，并且直接暴露在空气中，特别是附生苔藓对生境变化极其敏感，可作为森林生态系统健康状况的生物指示种(Glenn et al, 1988; 吴玉环等，2002)。

热带林冠的复杂性和微生境的多样化孕育了丰富的附生苔藓，这使得热带林冠上附着有全世界约 25-30%的苔藓物种(Gradstein & Pócs, 1989)。目前，对于热带区域附生苔藓的研究主要集中在热带美洲和热带非洲区(Gradstein & Pócs, 1989; Frahm & Gradstein, 1991; Wolf, 1993; Kürschner & Parolly, 1998; Holz et al, 2002)，而在热带亚洲区域开展的研究较少(Kürschner, 1990; Frey et al, 1990; Ariyanti et al, 2008; Sporn et al, 2009, 2010)。亚洲热带雨林不仅孕育了不同于热带美洲和热带非洲雨林的苔藓植物，而且还占据了最多科和属 (Buck & Thiers, 1898; Gradstein & Pócs, 1989)。其中，龙脑香热带雨林是世界上植物群落最高的热带森林(Raes et al, 2014)。西双版纳的龙脑香热带雨林直至 1975 年才被发现，受到植物学界高度重视(朱华，2000)。该森林以国家一级保护植物望天树(*Parashorea chinensis*)为优势物种。作为散生巨树的望天树高达 40-70m(唐建维等, 2008)，其高度几乎是热带美洲低地雨林的两倍(Dislich & Mantovani, 2016)，为附生植物提供了充足的附生基质和生存空间(Engemann et al, 2016)。此外，林内光照、温度与水分可用性在垂直梯度上发生剧烈变化(Szarzynski & Anhuf, 2001)，为附生植物提供了异质的小生境(Woods et al, 2015)。形态各异的苔藓植物可以通过减少空气阻力，增加叶边缘细胞的厚度，提供毛细管系统以及相互保护等方式来帮助保持水分(Glime, 2013)，进而适应宿主从树基到林冠顶层梯度性变化的微生境。然而，附生苔藓对于宿主垂直高度上的偏好及其对林冠生境的指示作用的研究鲜见报道。

由于林冠访问技术限制，附生苔藓植物调查多局限于树干 2m 以下的区域(Slack, 1976; Song et al, 2011; Lowman & Schowalter, 2012)。近年来，林冠塔吊(canopy crane)的应用，突破了林冠研究的瓶颈(Mitchell et al, 2002)，极大地推动了人们对林冠生境及其生物多样性的认识。截至 2016 年底，国外共有 11 座林冠塔吊，覆盖森林总面积约 11.7 hm²，其中 5 座位于热带森林(吴毅等，2016)。在中国生物多样性监测与研究网络(Sino BON)“林冠生物多样性监测专项网”的推动下(马克平，2015，2016)，我国已在不同类型森林中建成了 7 座林冠塔吊（已建成 6 座，2 座在建）(Nakamura et al, 2017)。其中，在西双版纳龙脑香热带雨林建成有世界最高的林冠塔吊，这为我们开展林冠附生植物多样性研究提供了坚实的硬件条件(吴毅等，2016)。虽然林冠塔吊已在全球范围内的温带、亚热带、热带森林覆盖，但是运用林冠塔吊对非维管植物多样性和空间分布进行研究的仅有美国 Wind River 这一座（吴毅等，2016）。

本研究首次运用西双版纳龙脑香热带雨林已建成的林冠塔吊平台，系统调查塔吊样地内附生苔藓植物的组成和分布格局，探讨附生苔藓植物沿宿主垂直梯度的偏好性及其潜在影响因子，揭示附生苔藓对微环境变化的响应与适应机理，筛选出指示特殊微生境的指示种，为苔藓植物的保护和森林资源的管理提供科学依据。

1 研究区域概况

位于东南亚热带雨林北缘的西双版纳国家级自然保护区(101°35′E, 21°36′N)拥有我国面积最大、最集中分布的热带雨林，属于印度-缅甸生物多样性热点地区(Mittermeier et al, 2004)。在该区域内，中国科学院牵头于 2014 在西双版纳傣族自治州勐腊县补蚌村斑马山脚建立了一座能覆盖森林面积约为 1 公顷的林冠塔吊。该林冠塔吊塔身高 81m，臂长约为 60m，中

心坐标为 101° 34′ 56.154″，21° 37′ 4.467″ N，占据了以 56.4m 为半径的圆形森林样地。该区域属于北热带季风气候区，主要受控于西南季风，年均温为 21° C 左右，全年高温无霜，年降雨量约为 1500mm，年平均空气相对湿度为 86%，且有明显的干湿季之分(Cao et al, 2006; Zhu et al, 2006)。

热带望天树林层可分为上、中、下三层（朱华，2000）。该热带样地内，上层乔木（树高大于 30m）所受光照条件最强，主要有望天树(*Parashorea chinensis*)、毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)、橄榄(*Canarium album*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)，高度在 40-60m 之间的高位芽植物称为散生巨树（朱华，2000）；中层乔木(16-30 米)属于群落的郁闭层，受中等强度的光照条件，主要由黑毛柿(*Diospyros atrotricha*)、青藤公（*Ficus langkokensis*）、五桠果叶木姜子(*Litsea dilleniifolia*）、梭果玉蕊（*Barringtonia fusicarpa*）组成；下层乔木(6-16 米)所受光线强度最弱，主要为假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)、版纳柿(*Diospyros xishuangbannaensis*)、棒柄花(*Cleidion brevipetiolatum*)。

2 材料与方法

2.1 研究方法

附生苔藓植物的野外调查于 2017 年 4 月至 5 月展开。我们共调查了样地内 69 棵树，包括 20 棵来自上层乔木、25 棵来自中层乔木、24 棵来自下层乔木，宿主特征如表 1。本研究主要利用龙脑香热带雨林样地内的林冠塔吊且借助特制的伸缩工具采集高度大于 10m 的中、上层乔木上的苔藓，通过长梯辅助采集 10m 以下的树干上的苔藓。每个样地内，随机选取每个乔木层里没有严重损伤的树种。被选取的每棵下层(U1-U4)和中层(S1-S4)乔木，从树基到林冠顶端被划分为 4 个垂直区域：U1(S1)，树干基部-树干 2m 以下；U2(S2)，树干下部；U3(S3)，树干上部；U4(S4)，整个树冠-从第一处主分叉到林冠顶部(Sporn et al, 2010)。而上层乔木由于树冠分枝多、结构复杂，我们将其分为 6 个垂直区域：C1，树干基部-树干 2 米以下；C2，树干下部；C3，树干上部；C4，内部林冠；C5，中部林冠；C6，外部林冠（Johansson, 1974)。用 20cm×20cm 的取样框分别在每个垂直区域的迎风面（西南）和背风面（东北）方向取样(González-Mancebo et al, 2004; Holz & Gradstein, 2005)，上下各取 2 份，每个树干上的垂直区域共取 4 份(每个垂直区域采样面积为 4×400 cm^2)。林冠上的每个区域根据树枝径级用不同大小的取样框采样 4-6 份，尽可能选取每个方位上面和侧面的枝干（每个区域采样总面积都为 1600cm^2）。

表 1 宿主性状特征

Table 1 Description of host traits

宿主类型 Host type	数量（棵）Number	胸径 DBH (cm)				树高 Tree height (m)				树皮粗糙度 Bark Roughness			
		最小值 Min	最大值 Max	均值 AVG	变异系数 CV	最小值 Min	最大值 Max	均值 AVG	变异系数 CV	最小值 Min	最大值 Max	均值 AVG	变异系数 CV
上层乔木 Upper trees	20	25.7	113.1	76.3	0.44	26.4	69.0	50.2	0.33	2	8	5.45	0.41
中层乔木	25	16.1	38.4	25.0	0.20	11.6	24.6	19.3	0.15	2	5	3.08	0.23

Middle trees													
下层乔木 Lower trees	24	7.6	14.3	11.1	0.19	6.8	16.0	12.3	0.22	2	5	2.67	0.33

宿主胸径数据由西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站提供。树高(H_T)和林冠高度(H_C)数据我们用长为 100 米的皮尺测得。每个树上垂直区域的高度是指从地面到每个区域中间位置的距离，分别由以下等式计算($H_{树基} = 2$, $H_{树干} = H_T - H_C - 2$, $H_{树干下部} = 1/4(H_T - H_C - 2)+2$, $H_{树干上部} = 3/4(H_T - H_C - 2)+2$, $H_{树冠内部} =(H_T - H_C)*1/3*1/2$, $H_{树冠中部} =(H_T - H_C)*1/2$, $H_{树冠外部} =(H_T - H_C)*5/6$)。为了比较和量化树的区域高度，我们将垂直区域的高度值转化为 13 个垂直高度(H1=1-5 m, H2=6-10 m, H3=11-15 m, H4=16-20 m, H5=21-25 m, H6=26-30 m, H7=31-35 m, H8=36-40 m, H9=41-45 m, H10=46-50 m, H11=51-55 m, H12=56-60 m, H13=61-65 m)。树皮的粗糙度等级，我们采用 Male 和 Roberts (2005)的 1-9 个等级划分方式（如图 4，1＝ 非常光滑; 3＝ 光滑但有裂纹; 5＝ 浅褶皱; 7＝ 裂纹较深; 9＝ 表面充斥着大量起伏不平的裂痕; 然而 2, 4, 6, 8 粗糙度是结余相邻两个等级之间的）。样地内，空气温度(℃, 型号 HMP155A)、相对湿度(%RH, 型号 HMP155A)、光合有效辐射，即 PAR(μmol/ m^2*s, 型号 SQ-311)、风速(m/s, 型号 CSAT3)和空气压力(kpa, 型号 CS106) 数据被塔吊垂直梯度上的 8 套小气候系统实时监控并每小时记录一次。然而，由于实验期间部分数据存在异常，我们仅使用了 2017 年 6、7 月共 61 天的补蚌塔吊各个 1.4 m, 23.6 m, 47.2 m, 55.2 m, 62.1 m 高度上的小气候数据。其中，由于水汽压对于解释苔藓群落的分布更有意义，因而空气压力通过戈夫-格雷奇公式转化为水汽压。

该区域类的苔藓的生活型可划分为七种：扇型(Fan)，细平铺型(Smooth Mat)，粗平铺型(Rough Mat)，悬垂型(Pendant)，矮丛集型(Short Turf)，高丛集型(Tall Turf)和交织型(Weft) (modified from Mägdefrau 1982)。本研究的苔藓标本除少数难以鉴定的标本由专家帮忙鉴定外，其余样品均由作者自行鉴定。凭证标本存放于中国科学院西双版纳热带植物园生物多样性研究组实验室。

2.2 数据处理

本研究涉及到的统计分析均由开源统计平台 3.4.3 版本的 R (http://www.r-project.org)以及 Origin pro 9.0 完成。统计每个物种在各个垂直区域出现的频数。为使结果更可靠，排除了低频偶见种（排除 41 种），即 13 个垂直高度中每个垂直高度的频数仅出现 1 次或 2 次的苔藓物种未参与统计。我们的数据集由垂直区域-苔藓数据(每行代表一个垂直区域，每列代表一种苔藓或者生活型)和垂直区域-环境因子数据(每行代表一个垂直区域，每列代表一个环境因子)组成，其中环境因子包括气候因子(空气温度、相对湿度、光合有效辐射、风速和水汽压)和宿主特征因子(胸径、区域高度和树皮粗糙度)。根据 spearman 做环境因子间的相关性比较分析(表 2)，大气湿度与空气温度、PAR、风速、树高都显著相关（相关系数大于 0.6，$P<0.05$）。大气湿度与苔藓生理关系最为密切，所以将其保留，其余相关的因子均舍去。最后，大气湿度、水汽压、胸径与树皮粗糙度选为排序分析的环境因子。利用 vegan 包(Oksanen et al, 2017)里的典范对应分析(CCA)方法来分析附生苔藓及其生活型与潜在驱动因子之间的关系。其中，唯一一种分布于 H6、H7 的高丛集型苔藓,由于该类生活型频度过低未能显示于 CCA 图中。根据 CCA 图苔藓群落在垂直区域上的偏好类型（H1-H3 区域,H4-H8 区域和 H9-H13 区域），我们利用 R 语言中的 labdsv 软件包(Roberts, 2016)中的 indval 函数计算各个附生苔藓的 IndVal 值(Dufrêne & Legendre, 1997)以筛选出指示特殊生境的指示种，并且以

IndVal 值大于 0.7 作为标准确定指示物种(李巧，2001)。

表 2 八个环境因子间 Spearman 相关矩阵

Table 2 Spearman correlation matrix among the eight environmental factors

	空气湿度 RH	大气温度 T	光合有效辐射 PAR	风速 Wind speed	水汽压 Vapour pressure	树皮粗糙度 Bark Roughness	胸径 DBH	高度 Tree height
空气湿度 RH								
大气温度 T	**-0.997**							
光合有效辐射 PAR	**-0.997**	**1**						
风速 Wind speed	**-0.997**	**1**	**1**					
水汽压 Vapour pressure	-0.003	0.008	0.007	0.007				
树皮粗糙度 Bark Roughness	**-0.352**	**0.348**	**0.347**	**0.347**	**-0.281**			
胸径 DBH	**-0.535**	**0.534**	**0.534**	**0.534**	**-0.301**	**0.591**		
高度 Tree height	**-0.997**	**1**	**1**	**1**	0.007	**0.347**	**0.534**	

注：显著水平 $P < 0.01$ 的相关系数加粗。

Note: when P value was less than 0.01, it shows the correlation index was significant. The significant number was bold.

表 3 西双版纳龙脑香热带雨林附生苔藓组成、生活型、垂直分布及其指示值

Table 3 The vertical segment preference, life form, habitat type, indicator values (IndVal) of epiphytic bryophytes

中文名 Taxa	拉丁名 Latin name	生活型 Life form	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H10	H11	H12	H13	IndVal	*P*
齿叶麻羽藓	*Claopodium prionophyllum*	扇型	√	√	√											**1.000**	**0.005**
多疣细羽藓	*Cyrto-hypnum pygmaeum*	交织型	√													0.333	0.246
钝叶树平藓	*Homaliodendron microdendron*	扇型	√	√	√											**1.000**	**0.003**
斜枝长喙藓	*Rhynchosegium inclinatum*	交织型	√		√											0.667	0.038
双齿叶齿藓	*Phyllodon bilobatus*	粗平铺型			√											0.333	0.240
纤枝同叶藓	*Isopterygium minutirameum*	粗平铺型	√		√											0.667	0.055
爪哇扁萼苔	*Radula javanica*	细平铺型	√	√	√											**1.000**	**0.007**
暗绿多枝藓	*Haplohymenium triste*	交织型	√	√	√											**1.000**	**0.005**
细鳞苔属一种	*Lejeunea* sp.1	细平铺型			√											0.333	0.249

狭叶羽苔	*Plagiochila trabeculata*	扇型	√	√	√		**1.000**	**0.005**
卵叶麻锦藓	*Taxithelium oblongifolium*	粗平铺型	√		√		0.667	0.034
明叶羽苔	*Plagiochila nitens*	扇型	√	√	√		**1.000**	**0.004**
长喙刺疣藓	*Trichosteleum sitgmosum*	粗平铺型	√	√	√		**1.000**	**0.007**
糙柄凤尾藓	*Fissidens hollianus*	扇型	√				0.333	0.238
平叉苔	*Metzgeria conjugata*	细平铺型			√		0.333	0.242
拟外网藓	*Exostratum blumii*	矮丛集型	√				0.333	0.204
鳞叶藓	*Taxiphyllum taxirameum*	粗平铺型	√				0.333	0.227
多齿光萼苔舌叶变种	*Porella campylophylla* var. *ligulifera*	扇型			√		0.333	0.229
绳藓	*Garovaglia plicata*	悬垂型			√		0.333	0.211
瓦氏毛扭藓	*Aerobryidium wallichii*	悬垂型			√		0.333	0.246
白睫藓	*Leucophanes*	矮丛集	√	√	√	√	**0.870**	**0.007**

	octoblepharioides	型							
黄匍网藓	*Mitthyridium flavum*	矮丛集型	√	√	√	√		**0.806**	**0.014**
暖地网藓	*Scrrhopodon tjibodensis*	矮丛集型				√	√	0.400	0.294
裂叶羽苔	*Plagiochila furcifolia*	扇型	√	√	√	√	√	**0.738**	**0.021**
灰果藓	*Chaetomitriopsis glaucocarpa*	粗平铺型			√	√		0.185	0.678
尾枝藓	*Caduciella mariei*	扇型	√	√	√	√	√	**0.947**	**0.001**
鞭枝藓	*Isocladiella surcularis*	扇型	√	√	√	√	√	**0.849**	**0.007**
粗茎唇鳞苔	*Cheilolejeunea trapezia*	细平铺型	√	√	√	√		**0.909**	**0.012**
盔瓣耳叶苔	*Frullania musciola*	细平铺型		√	√	√	√	0.543	0.092
褐冠鳞苔	*Lopholejeunea subfuscata*	细平铺型		√	√	√	√	0.450	0.208
变异多褶苔	*Spruceanthus polymorphus*	细平铺型					√	0.200	1.000
粗齿疣鳞苔	*Cololejeunea planissima*	细平铺型					√	0.200	1.000
尖叶薄鳞苔	*Leptolejeunea elliptica*	细平铺型					√	0.200	1.000

穗枝赤枝藓	*Erythrodontium julaceum*	细平铺型										√				0.200	1.000
羊角藓	*Herpetineuron toccoae*	高丛集型						√	√							0.400	0.270
裸帽藓	*Groutiella tomentosa*	粗平铺型									√	√	√	√	√	**1.000**	**0.004**
阔齿唇鳞苔	*Cheilolejeunea eximia*	细平铺型					√	√						√		0.250	0.460
暗绿耳叶苔	*Frullania fuscovirens*	细平铺型													√	0.48	1.000
皱叶耳叶苔	*Frullania ericoides*	细平铺型				√		√			√		√	√	√	0.48	0.18
黄叶毛鳞苔	*Thysananthus flavescens*	细平铺型				√		√			√					0.267	0.511
肾瓣尾鳞苔	*Caudalejeunea recurvistipula*	细平铺型				√	√	√	√							**0.800**	**0.023**
琉球唇鳞苔	*Cheilolejeunea ryukyuensis*	细平铺型				√		√								0.400	0.297
侠瓣细鳞苔	*Lejeunea anisophylla*	细平铺型		√	√	√	√	√								0.361	0.394
南亚顶鳞苔	*Acrolejeunea sandvicensis*	细平铺型			√	√								√	√	0.246	0.516
圆头羽苔	*Plagiochila parviramifera*	扇型	√	√	√	√	√	√	√							**0.833**	**0.009**

次尖耳平藓 *Calyptothecium wightii*	悬垂型			√	√	√	√	√	√	√	√	√	√	√	0. 556	0. 032
舌叶羽枝藓 *Pinnatella ambigua*	扇型	√	√	√		√							√		**0. 905**	**0. 011**
耳叶鞭鳞苔 *Mastigolejeunea auriculata*	细平铺型		√	√						√	√	√			0. 316	0. 468
皱萼苔 *Ptychanthus striatus*	扇型	√	√	√	√	√		√							0. 567	0. 121

注：H1-H13 代表 13 个垂直区域的高度；当物种的 IndVal 值≥0.7 选为指示种；*P*＜0.05 表示 IndVal 值具有显著性。

Note: H1-H13 indicate the height of the 13 vertical segments; when species IndVal was more than 0.7, it regards as indicator species; when *p* value was less than 0.05, it shows species IndVal was significant.

3 结果与分析

3.1 附生苔藓的科、属、种的分布

该研究样地内共记录到69棵树13个垂直高度上的316个垂直区域的附生苔藓植物90个种，隶属于60属25科。其中，苔类37种19属6科，藓类53种41属19科。细鳞苔科（Lejeuneaceae）是优势大科，该科所包含的苔藓物种数占所有苔藓总数的25.6%，其次是蔓藓科（Meteoriaceae）耳叶苔科（Frullaniaceae），其物种数各占总苔藓数的8.9%和6.7%。

3.2 附生苔类、藓类组成和苔藓的生活型组成

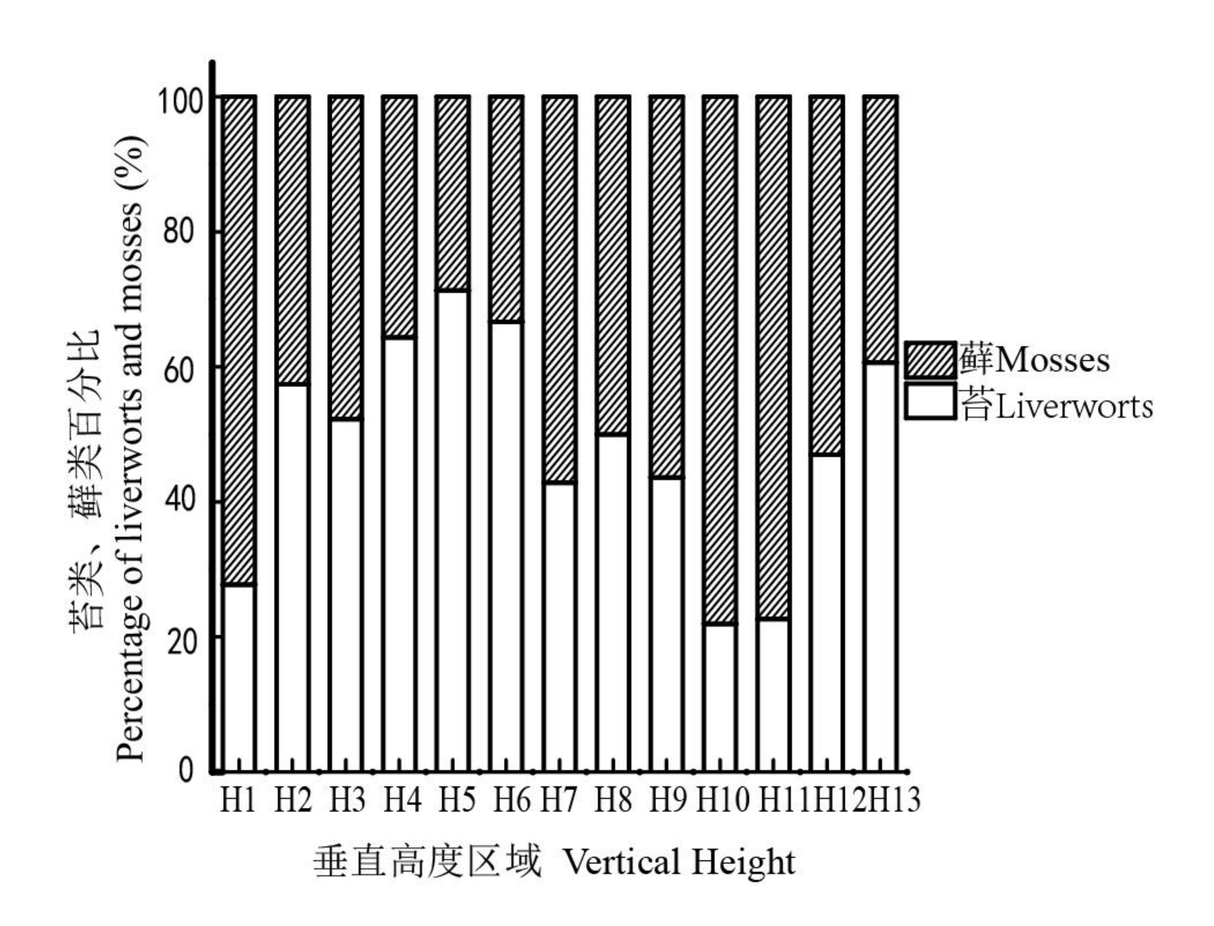
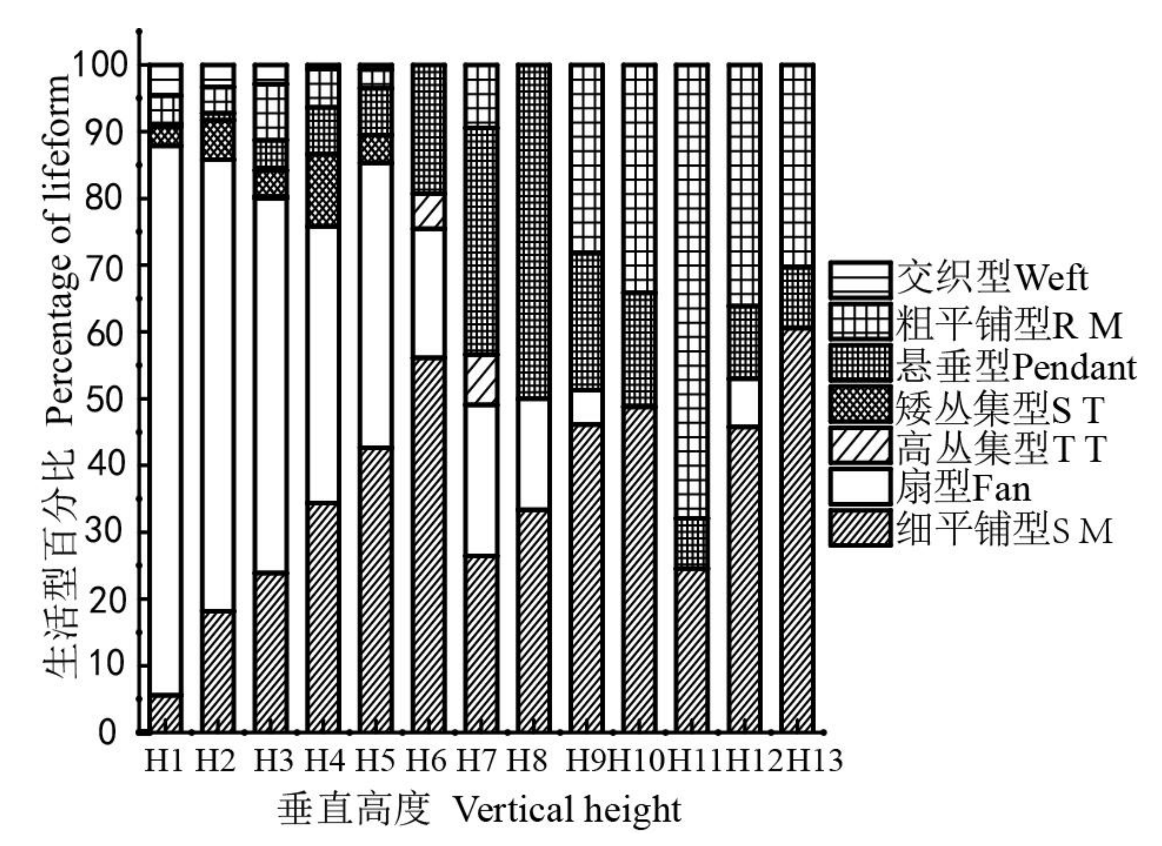


图 1 13个垂直高度区域苔类、藓类百分比

Fig. 1 Percentage of liverworts and mosses in the 13 vertical segments



注：Rough Mat 缩写为 RM; Short Turf 缩写为 ST; Tall Turf 缩写为 TT; Smooth Mat 缩写为 SM。

Note: RM - Rough Mat; ST - Short Turf; TT- Tall Turf; SM - Smooth Mat.

图 2 13 个垂直高度区域内生活型百分比

Fig. 2 Percentage of Lifeform in the 13 vertical segments

随着垂直高度区域的升高，苔类占比呈现出先增多(H1-H5)后降低(H5-10)再升高（H11-H13）的趋势（图 1）。该森林样地内，我们共记录到七种生活型的附生苔藓（图 2），随宿主垂直高度升高，扇型苔藓（H1-H3 区域之间均＞0.5）逐渐减少，悬垂型苔藓先增多（H1-H8，H8 区域达最大值）后减少（H9-H13），而以平铺型为生活型的苔藓呈现出逐渐增多(H1-H6)后减少(H7-H8)再增多（H9-H13）的趋势。

3.3 附生苔藓对不同宿主垂直高度的偏好

由环境因子与苔藓物种的 CCA 分析（图 3）可以看出，附生苔藓群落可分为三个聚集的群体：H1-H3 区域苔藓群落，H4-H8 区域苔藓群落，H9-H13 区域苔藓群落。树干 H1-H3 所在区域与大气湿度高度相关，主要由斜枝长喙藓(*Rhynchosegium inclinatum*)、齿叶麻羽藓(*Claopodium prionophyllum*)、纤枝同叶藓(*Isopterygium minutirameum*)、舌叶羽枝藓(*Pinnatella ambigua*)、糙柄凤尾藓(*Fissidens hollianus*)、钝叶树平藓(*Homaliodendron microdendron*)、拟外网藓(*Exostratum blumii*)等 20 种附生苔藓组成（表 2），高度大于 45m（＞H9）垂直区域与大气湿度呈负相关，该区域主要由耳叶苔科的皱叶耳叶苔（*Frullania ericoides*）和暗绿耳叶苔（*F. fuscovirens*），细鳞苔科的南亚顶鳞苔(*Acrolejeunea sandvicensis*)和耳叶鞭鳞苔(*Mastigolejeunea auriculata*)，木灵藓科的裸帽藓(*Groutiella tomentosa*)和穗枝赤齿藓（*Erythrodontium julaceum*）6 个苔藓物种组成（表 2）；而处于 H4-H8 区域的 24 种附生苔藓群落则对大气湿度没有明显偏好。由表 1 可得，17 种附生苔藓可以作为不同垂直区域的指示苔藓。其中，16 种的指示物种在 H1-H3 区域发现，它们分别是齿叶麻羽藓、钝叶树平

藓 *Homaliodendron microdendron*、狭叶羽苔、明叶羽苔（*Plagiochila nitens*）、暗绿多枝藓（*Haplohymenium triste*）、爪哇扁萼苔（*Radula javanica*）、尾枝藓（*Caduciella mariei*）、长喙刺疣藓（*Trichosteleum sitgmosum*）、舌叶羽枝藓、鞭枝藓（*Isocladiella surcularis*）、白睫藓（*Leucophanes octoblepharioides*）、粗茎唇鳞苔（*Cheilolejeunea trapezia*）、圆头羽苔（*Plagiochila parviramifera*）、黄匍网藓（*Mitthyridium flavum*）、裂叶羽苔（*Plagiochila furcifolia*）；裸帽藓最为 H9-H13 区域唯一的指示物种。

3.4 影响附生苔藓沿垂直高度上偏好的主要驱动因子

典范对应分析(CCA)方法的结果表明，4 个环境因子对于 7 种苔藓生活型的分布格局共解释了 16.98%。蒙特卡罗置换检验结果表明 4 个环境因子对于苔藓生活型的分布格局的影响具有显著性（$P = 0.011$），因而，CCA 的结果具有可信性。大气湿度、水汽压、胸径以及树皮粗糙度对苔藓生活型的分布均具有显著地影响（P=0.001）。由 CCA 排序结果可知（图 4），交织型、扇型和矮丛集型与大气湿度、水汽压呈高度正相关，且该类生活型主要分布在 H1-H3 区。粗平铺型苔藓与胸径、树皮粗糙度呈正相关，主要集中分布在高度大于 H9 的区域。悬垂型的苔藓主要分布在 H6-H8 区域之间，而细平铺型的苔藓广泛分布于高于 H4 的区域。

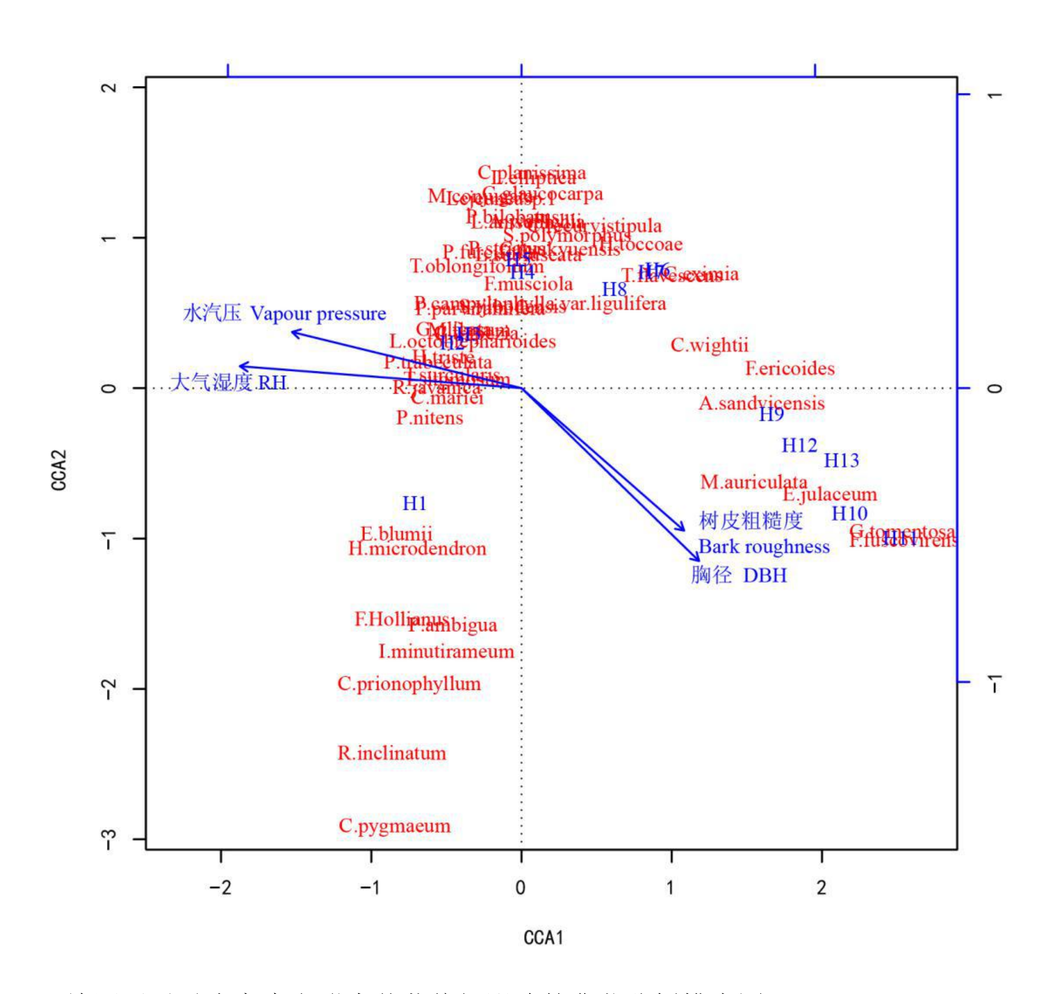


图 3 环境因子对垂直高度上附生苔藓偏好影响的典范分析排序图

Fig. 3 The graph of Canonical Correlation Analysis between epiphytic bryophytes and environmental factors

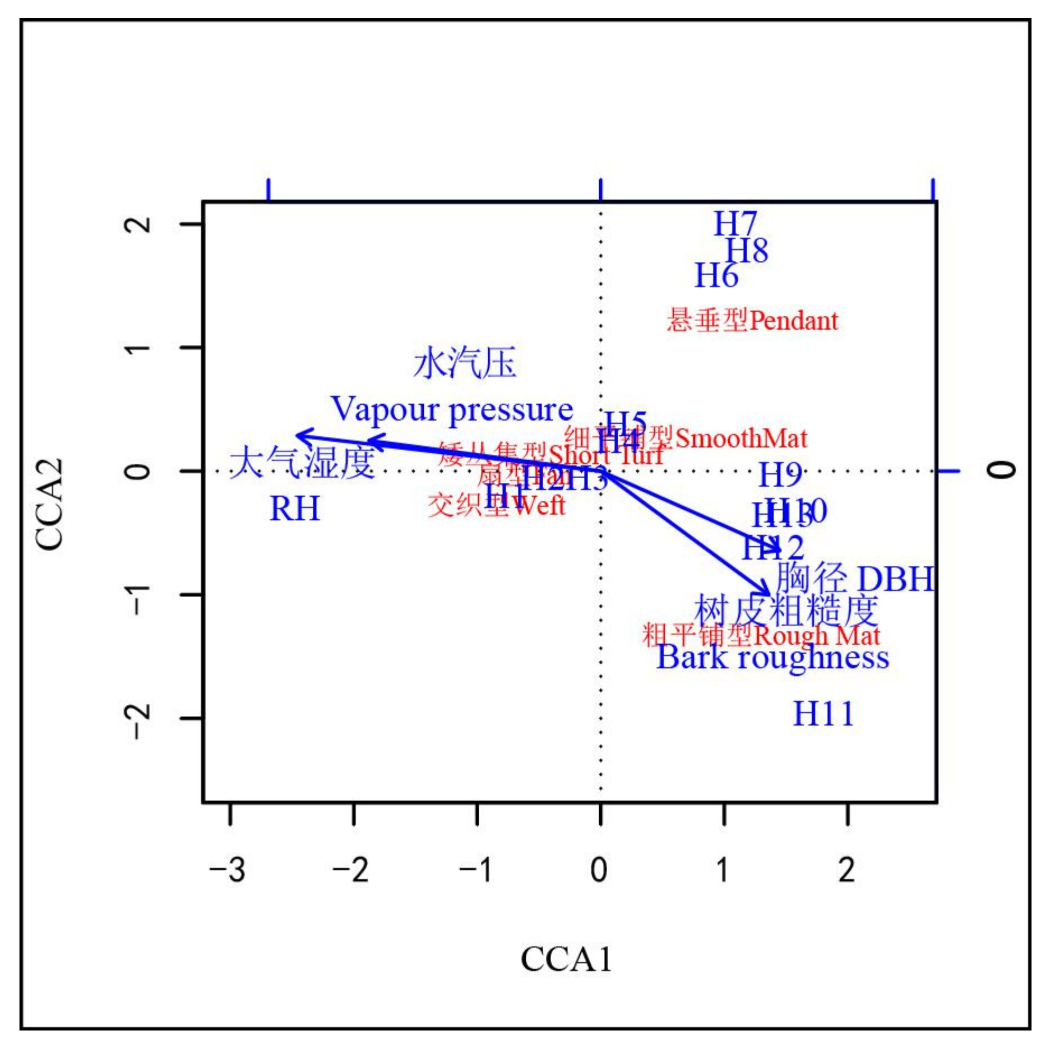


图 4 环境因子对垂直高度上生活型偏好影响的典范对应分析排序图

Fig. 4 The graph of Canonical Correlation Analysis between life form and environmental factors

4 结论与讨论

与 Gradstein 和 Pócs（1989）早期的研究相似，我们所调查到的细鳞苔科、耳叶苔科、羽苔科、扁萼苔科、蔓藓科、蕨藓科、平藓科、木灵藓科、凤尾藓科、花叶藓科、灰藓科、锦藓科占据了绝大多数热带雨林典型的科。细鳞苔科占有绝对的优势，是该热带森林样地内含物种数最多的科，这与其它热带区域的调查结果一致（Cornelissen & Streege, 1989; Sporn, 2010; Oliveira et al, 2016）。

沿垂直高度升高，苔类所占比例呈现出先升高后降低又升高的趋势。这表明苔类在树干上部和林冠外部分布较多，即苔类可能更倾向于分布于光照更强的垂直区域。一些苔类具小裂片的腹瓣有于储藏水分（Kelly, 2004），紧密覆瓦状排列的侧叶在强光下也可减少水分的蒸发。而一些分布于林冠树枝上喜阳的藓类如木灵藓科物种，在高温、强光的环境下，也倾向于呈覆瓦状排列，以减缓水分散失，还能保护茎部不受伤害（Scott, 1982）。分布高度大于 H9 区域的苔藓植物与湿度呈负相关（图 4），而光合有效辐射和湿度高度相关，即该类苔藓植物与 PAR 高度地呈正相关。分布于该区域的绝大多数苔藓的叶片呈现出红色或红褐色，这些有色色素可通过光化学途径来保护植物体（Krinsky, 1968），例如：主要分布于上

层树冠上（＞H9）的耳叶苔科的皱叶耳叶苔（*Frullania ericoides*）呈现出红棕色的，而盔瓣耳叶苔（*F. musciola*）呈现出红褐色。此外，有色苔藓所在的垂直高度越高所呈现出的颜色越深（Cornelissen & Streege, 1989），如分布在 H12 和 H13 垂直区域的皱叶耳叶苔的红棕色比分布在 H6 或 H4 的该种苔藓颜色更暗。在热带雨林，隐花附生植物作为生态指示种是极其重要的（Gradstein et al, 2001）， Holz 和 Gradstein（2005）指出它们在森林中的分布格局反映了微生境中光温湿和基质条件的差异。这与我们的研究结果一致，齿叶麻羽藓、钝叶树平藓、狭叶羽苔等附生苔藓多出现在树基、较低的树干区域，对阴暗潮湿的林下生境具有指示作用，而裸帽藓偏好于散生巨树的林冠树冠上，是高光干燥的林冠生境的最优指示种。之前的研究 Holz 和 Gradstein（2005）将苔藓指示种用于指示三种不同的森林类型，我们首次尝试将物种指示法引入附生植物对宿主垂直高度的生境偏好中，这更符合统计学意义，同时反映了附生苔藓指示种对特殊微生境的指示作用。

基于以上附生苔藓在宿主垂直高度上的生态适应性特征，我们将附生苔藓群落划分为三种生态型：喜阳苔藓、喜阴苔藓和广布苔藓。喜阳苔藓(主要分布于高于 H9 区域，即＞45m 散生巨树的树干上)在上层林冠上占优势，适应于较强的阳光；喜阴苔藓(限制于高度低于 H3 区域，即＜15m 的下层乔木树上)分布于较低的树干区域和下层乔木，偏爱湿润、凉爽的生境；广布苔藓（通常可分布于 0-70m 间的区域，即三个以上的间断高度区域）则在垂直树干上具有较宽的生态位。这与之前附生苔藓在 Johansson 区域出现频度划分的结果相似(Cornelissen & Streege, 1989; Acebey, 2003)，本研究用量化的高度数据进一步为龙脑香热带林上的附生苔藓植物生态型的划分提供了更为直接的证据。

随着宿主垂直高度的升高，交织型和扇型苔藓数量降低，而细平铺型和粗平铺型增多，这反映了垂直梯度上光照和水分条件的梯度性变化。植株矮小、紧密平铺的细平铺型苔藓的形态结构有利于减少水分的散失，以应对干旱、强光的微环境，因而，该类型的苔藓主要分布在垂直高度大于 20m（＞H4）的树干上，扇型和交织型则主要分布在湿润的较低区域（H1-H3）（Betes, 1998）。其中，高、矮丛集型的苔藓对宿主微生境具有不同地偏好。矮丛集型苔藓主要是主要分布于 H2、H3 区域的树干上；而高丛集型主要分布于 H6、H7 区域的水平或分杈的树冠上（Sporn et al, 2010）。悬垂型苔藓主要分布于 H7、H8 区域树干上，这可能是由于该区域所在的中层林冠有风有雾水，更有利于直接吸收雨水和雾气中的水分（Glime，2013），同时中层乔木茂密的树叶阻挡了一部分阳光，可以避免强光照的直接损伤。此外，悬垂型苔藓的细胞壁上通常都有疣状突起结构，这有利于反射强烈的阳光以减少水分散失（杨武，2008）。粗平铺苔藓与胸径、树皮粗糙度呈正相关，这可能是由于该类型的苔藓群落倾向于在表面积较大、树皮较为粗糙的树干上形成紧密的垫状，这样可有效地减少水分的蒸发、提高其持水能力以适应干热的微生境（吴鹏程，1998）。苔藓生活型组成沿宿主垂直梯度的变化与之前 Sporn 等（2010）在印度尼西亚热带森林内的调查结果是一致的，体现了苔藓植物对水热条件的响应与适应策略。

综上所述，沿宿主垂直梯度微环境的变化，附生苔藓生活型和形态结构有着不同的响应方式（如喜阳物种和喜阴物种的分化），而聚集在同一微生境的苔藓植物则有着相似的适应机制（如喜阳物种的持水和抵抗强光的适应机制）。附生苔藓沿垂直梯度的分布格局及其对微生境的偏好可能是其对林冠异质生境长期适应与进化的结果。今后，在森林林冠生境变化的监测和管理中，对微生境具有明显偏好的附生苔藓物种或生活型可作为有效的指示材料。

参考文献

ACEBEY A, GRADSTEIN SR, KRÖMER T, 2003. Species richness and habitat diversification of bryophytes in submontane rain forest and fallows of Bolivia[J]. J Trop Ecol, 19: 9-18.

AH-PENG C, CARDOSO AW, FLORES O, et al, 2017. The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest[J]. J Hydrology, 548: 665-673.

ARIYANTI NS, BOS MM, KARTAWINATA K, et al, 2008. Bryophytes on tree trunks in natural forests, selectivelylogged forests and cacao agroforests in Central Sulawesi, Indonesia[J]. Biol Conserv, 141: 2516-2527.

BATES JW, 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology?[J]. Oikos, 82(2): 223-237.

BUCK WR, THIERS BM, 1989. Review of bryological studies in the tropics[M]// CAMBELL DC and HAMMOND HD. Floristic inventory of tropical countries. New York Botanical Garden. Bronx, New York: 484-493.

CAO M, ZOU X, WARREN M, et al, 2006. Tropical forests of Xishuangbanna, China[J], Biotropica, 38(3): 306-309.

CHAZDON RL, FIELD N, 1984. Light environment of tropical forest[M]// MEDINA E., MOONEY HA and VÁZQUEZ-YÁNES C. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Junk Publishers,The Hague.

CORNELISSEN JHC, STREEGE HT, 1989. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana[J]. J Trop Ecol, 5(2): 131-150.

DISLICH R, MANTOVANI W, 2016. Vascular epiphyte assemblages in a brazilian atlantic forest fragment: investigating the effect of host tree features[J]. Plant Ecology, 217(1): 1-12.

DUFRÊNE M, LEGENDRE P, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach[J]. Ecol Monogr, 67: 345-366.

ENGEMANN KB, SANDEL BJ, ENQUIST PM, et al, 2016. Patterns and drivers of plant functional group dominance across the Western Hemisphere: a macroecological re-assessment based on a massive botanical dataset[J]. Bot J Linn Soc, 180: 141-160.

FRAHM JP, GRADSTEIN SR, 1991. An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes[J]. J Biogeogr, 18(6): 669-678.

FREY W, GOSSOW R, KÜRSCHNER H, 1990. Verteilungsmuster von Lebensformen,wasserleitenden und wasserspeichernden Strukturen in epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo). Nova Hedwigia, 51: 87-1 19.

GLENN MG, COLE MS, WEBB SL, et al. 1998. Corticolous lichens and bryophytes: preliminary surveys of old growth and managed northern hardwood stands in Minnesota[M]// GLENN M.G, HARRIS RC, DIRIG R. Lichenographia Thomsoniana: North American Lichenology in Honor of John W. Thomson. New York : Mycotax2 on Ltd: 407-422.

GLIME JM, 2013. Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Chapt. 4-5[M]// GLIME JM. Bryophyte Ecology. Volume 1. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. http: //digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/

GONZÁLEZ-MANCEBO JM, ROMAGUERA F, LOSADA-LIMA A, et al, 2004. Epiphytic bryophytes growing on Laurus azorica, (Seub.) Franco in three laurel forest areas in Tenerife (Canary Islands)[J]. Acta Oecol, 25(3): 159-167.

GRADSTEIN SR, CHURCHILL SP, SALAZAR AN, 2001. Guide to the bryophytes of tropical America[J]. Febs

Lett, 26(1-2): 20-24.
GRADSTEIN SR, PÓCS T, 1989. Bryophytes[M]// LIETH H and WERGER MJA. Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands: 311-325.
HOLZ I, GRADSTEIN SR, 2005. Cryptogamic epiphytes in primary and recovering upper montane oak forests of Costa Rica: species richness, community composition and ecology[J]. J Plant Ecol, 178(1): 89-109.
HOLZ I, GRADSTEIN SR, HEINRICHS J, et al, 2002. Bryophyte diversity, microhabitat differentiation and distribution of life forms in Costa Rican upper montane Quercus forest[J]. Bryologist, 105: 334-348.
JOHANSSON D, 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest[J]. Acta Pharm Suec, 59: 1-136.
KELLY DL, O'DONOVAN G, FEEHAN J, et al, 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora[J]. J Trop Ecol, 20(6): 643-666.
KRINSKY NI, 1968. Chapter 5 - The protective function of carotenoid pigments[M]// GIESE AC. Photophysiology: Current Topics. Elsevier Inc: 123-195
KÜRSCHNER H, PAROLLY G, 1998. Syntaxonomy of trunk-epiphytic bryophyte communities of tropical rain forests. A first pantropical approach[J]. Phytocoenologia, 28: 357-425.
KÜRSCHNER H, 1990. Die epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo, Sabah, Malaysia)[J]. Nova Hedwigia, 51: 1-75.
LI, Q, 2011. Indicator Value (IndVal) method and its application[J]. Chin Bull Entomol, 48(2): 457-462. [李巧, 2011. 指示值方法及其在昆虫中的应用[J]. 应用昆虫学报, 48(2):457-462.]
LOWMAN MD, SCHOWALTER TD, 2012. Plant science in forest canopies—The first 30 years of advances and challenges(1980-2010)[J]. New Phytol, 194: 12-27.
MA KP, 2015. Biodiversity monitoring in China: from CForBio to Sino BON[J]. Biodiv Sci, 23(1): 1-2.[马克平, 2015. 中国生物多样性监测网络建设:从 CForBio 到 Sino BON[J]. 生物多样性, 23(1):1-2.]
MA KP, 2015. Biodiversity monitoring relies on the integration of human observation and automatic collection of data with advanced equipment and facilities[J]. Biodiv Sci, 24(11): 1201-1202. [马克平, 2016. 生物多样性监测依赖于地面人工观测与先进技术手段的有机结合[J]. 生物多样性, 24(11):1201-1202.]
MÄGDEFRAU K, 1982. Life-forms of bryophytes. In: Smith, A.J.E. (eds.) Bryophyte Ecology[M]. Chapman and Hall, London, 45-58.
MALE TD, ROBERTS GE, 2005. Host associations of the strangler fig Ficus watkinsiana in a subtropical Queensland rain forest[J]. Austral Ecol, 30: 229-236.
MITCHELL AW, SECOY K, JACKSON T, 2002. The Global Canopy Handbook: Techniques of Access and Study Forest Roof[M]. Global Canopy Programme, Oxford, UK.
MITTERMEIER RA, ROBLES GP, HOFFMANN M, et al, 2004. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions[M]. CEMEX, Mexico City.
NAKAMURA A, KITCHING RL, CAO M, et al, 2017. Forests and their canopies: Achievements and horizons in canopy science[J]. Trend Ecol Evolut, 32(6): 438-451.
OKSANEN J, BLANCHEt FG, FRIENDLY M, et al, 2017. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-4. https: //CRAN.R-project.org/package=vegan
OLIVEIRA HCD, OLIVEIRA SMD, OLIVEIRA HCD, et al, 2016. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in Atlantic forest fragments in northeastern Brazil[J]. Acta Botanica Brasilica, 30(ahead).
RAES N, CANNON CH, HIJMANS RJ, et al, 2014. Historical distribution of sundaland's dipterocarp rainforests at quaternary glacial maxima[J]. Proc Nat Acad Sci USA, 111(47): 16790-16795.
ROBERTS DW, 2016. Labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.8-0. https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv

SCOTT GAM, 1982. Desert bryophytes[M]// SMITH AJE. Bryophyte Ecology. London: Chapman and Hall, 105-122.

SHI XM, SONG L, LIU WY, et al, 2017. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: Response patterns, mechanism, and critical load[J]. Environ Pollut, 229(X): 932-941.

SLACK NG, 1976. Host specificity of bryophytic epiphytes in eastern North America (Geography and Ecology of Bryophytes)[J]. J Hattori Bot Lab, 41: 107-132.

SMITH AJE, 1982. Bryophytes and Epiliths in Bryophyte Ecology[M]// SMITH AJE. Bryophyte Ecology. London: Chapman and Hall: 1-14.

SONG L, LIU WY, MA WZ, et al, 2011. Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus*, (Kurz) Markgr. in the Ailao Mountains, SW China[J]. Ecol Res, 26(2): 351-363.

SPORN SG, BOS MM, KESSLER M, et al, 2010. Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainfores[J]. Biodivers Conserv, 19(3): 745-760.

SPORN, SG, BOS, MM, HOFFSTÄTTER-MÜNCHEBERG, M, et al, 2009. Microclimate determines community composition but not richness of epiphytic understorey bryophytes of rainforest and cacao agroforests in Indonesia[J]. Funct Plant Biol, 36: 171-179.

SONG L, LIU WY, MA WZ, et al, 2011. Bole epiphytic bryophytes on *Lithocarpus xylocarpus*, (Kurz) Markgr. in the Ailao Mountains, SW China. Ecol Res, 26(2): 351-363.

STORK NE, 2007. Dynamics and processes in the canopy of an Australian tropical rainforest[J]. Austral Ecol, 32: 2-3.

SZARZYNSKI J, ANHUF D, 2001. Micrometeorological conditions and canopy energy exchanges of a neotropical rain forest (surumoni-crane project, venezuela)[J]. Plant Ecol, 153(1/2): 231-239.

TANG, JW, 2008. A Study on the Population Ecology of *Parashorea chinensis* in Xishuangbanna, SW China[D]. Xishuangbanna, Mengla: Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences. [唐建维. 2008. 西双版纳望天树种群生态学研究[D]. 西双版纳，勐腊：中国科学院西双版纳热带植物园.]

Wolf JH, 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes[J]. Ann Mo Bot Gard, 80: 928-960.

WOODS CL, Cardelus CL, DeWalt SJ, 2015. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy[J]. J Ecol, 103(2): 421-430.

WU PC, 1998. Bryological Biology[M]. Beijing: Science Press, 318-328.[吴鹏程, 1998. 苔藓植物生物学[M]. 北京：科学出版社：318-328.]

WU Y, LIU WY, SONG L, et al, 2016. Advances in ecological studies of epiphytes using canopy cranes[J]. Plant Ecol,40(5): 508-522. [吴毅, 刘文耀, 宋亮, 等, 2016. 基于林冠塔吊的附生植物生态学研究进展[J]. 植物生态学, 40(5)： 508-522.]

WU YH, GAO Q, CHENG GD, et al, 2002. Response of bryophytes to global change and its bioindicatortation[J]. Chin J Appl Ecol, 13(7): 895. [吴玉环，高谦，程国栋，等. 苔藓植物对全球变化的响应及其生物指示意义. 应用生态学报，2002，13(7)： 895-900.]

YANG W, 2008. On morphological and physiological adaptations of mosses to environments[D]. Zhejiang, Jinhua: Zhejiang Normal University: 1-2. [杨武, 2008. 藓类植物适应环境的形态结构及生理学机制[D]. 浙江，金华：浙江师范大学：1-2.]

ZHU H, 2000. Ecology and biogeography of the tropical dipterocarp rain forest in Xishuangbanna[M].Yunnan Science & Technology Press, 90-91. [朱华, 2000. 西双版纳龙脑香热带雨林生态学与生物地理学研究[M]. 云南科技出版社：90-91.]

ZHU H, CAO HB, 2010. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China[J]. Biotropica, 38(3): 310-317.